Jb. nass. Ver. Naturkde. **132** S. 41-59 2 Taf. Wiesbaden 2011

Psychopyge aus dem Ober-Emsium der Lahn-Mulde

MARTIN BASSE & PETER MÜLLER

Trilobiten, Lahn-Mulde, Ober-Emsium, Systematik, Paläobiogeografie

Kurzfassung: Neue Pygidien von *Psychoypge* (Asteropyginae) aus den Rupbach-Schichten erweitern die Kenntnisse dazu erheblich. Jetzt erkennt man einen Grundbauplan mit einer niedrigen Anzahl an Rhachisringen und mindestens einem veränderlichen Merkmal, dem medianen Randanhang. Es sind die geologisch ältesten typischen *Psychopyge*. Alle marokkanischen *Psychopyge* haben eine höhere Anzahl. Aspekte der Vergesellschaftung der Rupbach-Trilobiten erinnern an „synchrone" Faunen eines marokkanischen (Nordgondwana) und ostsauerländischer (Südlaurussia) Vorkommen. Aus technischen Gründen bleiben die genauen paläobiogeografischen Beziehungen aber noch unklar.

Trilobites, Lahn Syncline, Upper Emsian, systematics, palaeobiogeography

Abstract: Newly found pygidia massively contribute to the knowledge of *Psychoypge* (Asteropyginae) from the Rupbach Beds, which is the geologically oldest typical *Psychopyge*. Now we can identify within a basic morphological configuration one variable character, which is the terminal extension. All Moroccan species have a higher number of rings. Aspects of the association of the Rupbach trilobites remind of "synchroneous" faunas of one Moroccan site (northern Gondwana) and sites of the eastern Sauerland region (southern Laurussia). However, technical reasons still prevent determination of true palaeobiogeographical relations.

Inhaltsverzeichnis

1 Einleitung

Trilobiten sind eine Klasse in der Ordnung der Arthropoda (Gliederfüßer). Sie lebten auf den Ozeanböden des Paläozoikums (Erdzeitalter Kambrium bis Perm). Die geologisch ältesten Funde datieren aus dem frühen Kambrium. Was davor war, ist völlig offen. Am Ende des Perms, also nach etwa 290 Ma Existenz, starben sie – aus ziemlich kontrovers diskutierten Gründen, letztendlich aber sicherlich infolge der drastischen klimatischen Änderungen am Ende des Perms – offenbar nachkommenlos aus. Ihr Name – exakt: Trilobites, ein Kunstwort aus dem 18. Jh. – kommt von einer morphologischen Besonderheit: Der Rückenpanzer zerfällt entlang seiner Längs- und Querachse für gewöhnlich jeweils in drei

(*tri*) verschiedene morphologische Einheiten (*lobi*) (daran angehängt als Suffixoid ist noch das griechische *ites*, das auf den fossilen, steinernen Charakter hinweist). Entlang der Längsachse sind es von vorn nach hinten: Cephalon, Thorax und Pygidium, die in der Regel jeweils in weitere Segmente zerfallen. Dieser Panzer ist chitinös-karbonatisch, also chemisch recht stabil, somit oft lange genug haltbar, um die Phase des eigentlichen Fossilisationsprozesses zu erreichen und diesen auch einigermaßen heil zu überstehen. Der Anteil dessen, was zu saure Milieus nicht überstanden hat, ist unbekannt. Daher kennt man Trilobiten nach knapp 200 Jahren intensiver Forschung auch leidlich gut, von immerhin mehr als 20.000 Arten. Diese Zahl ist allerdings nicht unproblematisch. Mit Blick auf die rezenten etwa 360.000 terrestrischen und aquatischen Käferspezies, die geologisch sehr jung sein dürften, ist es nämlich kaum vorstellbar, dass sich in fast 300 Ma nur 20.000 Arten entwickelt haben. Zweifellos sähe diese Zahl ganz anders aus, hätte man nur uneingeschränkten Zugriff auf die ehemaligen Lebensräume. Tatsächlich dürfte der daran zugängliche Anteil weit unter dem Promille-Bereich liegen. Zudem gibt es für fossile Funde keine Möglichkeit, das Artkonzept der Biologie sicher anzuwenden. Daher bleiben Artbestimmungen immer subjektiv. Folglich wird man nie auch nur annähernd genaue Zahlen vorlegen können.

Wegen dieser Konflikte sind Neufunde stets hoch willkommen. Im Fall von *Psychopyge psyche* aus dem Ober-Emsium der Lahn-Mulde lag die Crux in der Unvollständigkeit der Belege. Sie beruhte auf ihrem Holotypus, also dem „Urmeter" der Art, dem per Definition einzig objektiv zur Art gehörigen Exemplar, in diesem Fall ein Pygidium. Daneben gab es noch ein zweites Pygidium, einen sogenannten Paratypen. Darunter versteht man ein subjektiv artgleiches Exemplar, das zusammen mit dem Holotypus als solches bestimmt wird. (Es ersetzt den Holotypus bei dessen Verlust, wodurch sein subjektiver Charakter automatisch zu einem objektiven wechselt. Wenigstens für die Paläontologie zeigt dies einen Abgrund des technischen Prozederes.) Beide Stücke sind nicht sehr gut erhalten, vor allem randlich beschädigt. Der Holotypus liegt zudem nur als Steinkern vor. Dies begrenzt seine Aussagekraft, da man die Unterseite der Schale, deren natürlichen Ausguss der Steinkern darstellt und die anders aussieht als die Oberseite, nur für die wenigsten Arten kennt. Das ist so, weil sich – etwa bei gut erhaltenen Schalenexemplaren – kaum jemand die Mühe macht, neben der Ober- auch die Unterseite freizulegen. Tatsächlich kennt die Literatur beide meistens nur dann, wenn Steinkernerhaltung vorliegt oder silifizierte Schalen mittels Säure vollständig aus dem Gestein gelöst werden konnten. Das Gros der Beschreibungen erfasst also nur die Oberseite.

Ps. psyche musste dementsprechend bisher als unbefriedigend gekennzeichnet gelten. Ihre Diagnose, also die wichtigsten Artmerkmale in Kurzform, ist unzureichend, und auf eine Beschreibung hat man zunächst verzichtet. Damit kann man den Namen als Nomen dubium bezeichnen, also ein zweifelhafter, unsicherer Name. Das bedeutet hier, ihre gattungsmäßige Zuordnung ist zwar gesichert, doch ihre Stellung innerhalb *Psychopyge*, also die Bezüge zu anderen Arten der Gattung, ist nicht klar zu erkennen. Wenn man auch deswegen den Namen aus formalen Gründen nicht verwerfen darf, sollte man ihn bei Diskussionen besser fortlassen. Derartig unsichere Formen sind übrigens in der Literatur weit ver-

breitet und mit steigenden Ansprüchen an das Material wird ihre Anzahl zunehmen. Da man sich aber noch nicht auf Kriterien zur genauen Definition eines Nomen dubium geeinigt hat, bleiben entsprechende Festlegungen sehr subjektiv und können je nach Autor unterschiedlich sein. Würde man z.B. fordern, dass eine Art erst dann als gut definiert gilt, wenn man die Ontogenese ihrer Larven kennt – ein eminent wichtiges Kriterium, wie neuere Forschungen zeigen –, wären mehr als 90 % der bekannten Arten „dubios".

Welchen Beitrag zu diesen Problemen leisten nun unsere neuen Pygidien? Sie kommen zwar aus dem nächsten Umfeld des Holotypus von *Ps. psyche*. Aber gehören sie artlich auch dazu? Eine entsprechende Überprüfung ist wegen der unbefriedigenden Erhaltung nicht ganz einfach. Problematisch ist vor allem die starke Verzerrung aller Exemplare in Folge von Transversalschieferung. Unter den gegebenen Umständen ist eine rechnerische Entzerrung nicht möglich. Damit müssen einige Merkmale unberücksichtigt bleiben. Die sicher abgreifbaren, vor allem die zählbaren (Rhachisringe, Segmente) zeigen eine gute Übereinstimmung. Und auch das Segmentierungsmuster ist sehr einheitlich. Einziges Problem ist die Länge des medianen Randanhangs. An Holo- und Paratypus ist er sehr kurz bis fast völlig reduziert (Taf. 1 Fig. 1-2). Dagegen ist er bei den neuen Pygidien, so weit überliefert, recht lang (Taf. 1 Fig. 3-6, Taf. 2 Fig. 7). Dieses Problem ist hier nicht sicher zu klären. Wie Vorkommen in Marokko zu zeigen scheinen, ist engstes stratigrafisches Nebeneinander von verschiedenen Arten von *Psychopyge* möglich (CHATTERTON et al. 2006). Jedenfalls dann, wenn man gewillt ist, entsprechende taxonomische Entscheidungen anzuerkennen. Aus weiter unten erläuterten Gründen halten wir es zunächst für zweckmäßig, die neuen Funde als *Ps. psyche*(?) zu bezeichnen, sie also nur unter Vorbehalt artlich zuordnen. Nachfolgend werden wir also zwischen zwei Gruppen unterscheiden.

Während für *Ps. psyche* die Situation also zwangsläufig weiterhin unbefriedigend bleibt, erlauben die neuen Funde eine recht genaue Untersuchung ihrer verwandtschaftlichen Beziehungen. Für sie deuten sich engere Beziehungen zu *Psychopyge elegans* an (siehe unten). Noch mehr wird man wissen, wenn auch der Rest des Panzers von *Psychopyge* aus den Rupbach-Schichten vorliegt, am besten also ein vollständiges Exemplar. Wie die Chancen auf so einen Fund stehen, ist unklar. Zwar ist jede andere Trilobitenart am Locus typicus von *Ps. psyche* durch vollständige Exemplare belegt, was bedeutet, dass sie hier auch gelebt hat, also autochthon ist. Dies muss aber nicht zwangsläufig auch für *Psychopyge* zutreffen, da ihr Auftreten durchaus auch Folge von Einschwemmung von Panzerteilen aus einem anderen Lebensraum sein könnte (allochthones Vorkommen).

Mit den neuen Ergebnissen betrachten wir auch die paläo(bio)geografischen Aussagen der Trilobiten aus dem oberemsischen Teil der Rupbach-Schichten. Fortschritte der letzten 15 Jahre zu Trilobitenfaunen des Emsium im Bereich zwischen Nordgondwana (hier: Nordwestafrika) und Ostavalonia (Südlaurussia) machen einen derartigen Vergleich erstmals in größerem Umfang möglich. Dabei kommt es uns nicht darauf an, Ergebnisse zu präsentieren, sondern auf die Probleme hinzuweisen, die bei der Behandlung derartiger Fragen auftreten können.

2 Lokalität

Schaumburg I: R 24650 / H 75725 (zentraler Wert), südlicher der zwei Steinbrüche bei Heckelmann-Mühle, ostsüdöstlich Gutenacker, TK 25 5613 Schaumburg, Lahn-Mulde, rechtsrheinisches Schiefergebirge, Rhenoherzynikum. Rupbach-Schichten unmittelbar im Hangenden des Dolerits, Ober-Emsium, Unterdevon. Dieser Teil der Rupbach-Schichten enthält keine relevanten Leitfossilgruppen (Ammonoideen, Tentaculiten) oder sie sind hier nicht zu erhalten (Conodonten). Derzeit kann man *Destombesina* MORZADEC, 1997 mit Blick auf ihre Chronologie in Algerien und Marokko (MORZADEC 1997, 2003) als Hinweis auf ein nicht spätes Ober-Emsium-Alter werten. Es sind mäßig makrofossilreiche, gelblich grüne, mit braunschwarzer Kruste verwitternde, schlecht spaltende, karbonatarme, dickschiefrige Tonsteine. An Trilobiten sind nachgewiesen (in Steinkern/Abdruck-Erhaltung und immer deformiert; zu allen nachfolgend genannten Taxa haben uns Belege vorgelegen, die zum Teil veröffentlicht sind (BASSE & MÜLLER 1998); die Art und Weise dieser Auflistung sagt nicht unbedingt etwas über Vergesellschaftungen aus):
Paralejurus sp. [?= *Paralejurus cameratus* (MAURER, 1876)]
Scabriscutellum? *heidelbergerorum* (BASSE in BASSE & MÜLLER, 2004)
Rhenocynproetus sp.
Diademaproetus holzapfeli (NOVÁK, 1890) ssp.
Tropidocoryphe sp.
Cyphaspis sp. oder spp.
Harpes sp. oder *Lioharpes* sp.
Pedinopariops? sp. H (BASSE & MÜLLER, 1998) = *Pedinopariops*? sp. R (BASSE, 2006)
Destombesina n.sp.
Psychopyge psyche BASSE, 2003
Psychopyge psyche BASSE, 2003(?)
Acastoides sp.
Kettneraspis seiberti BASSE in BASSE & MÜLLER, 2004
Leonaspis kleini BASSE in BASSE & MÜLLER, 2004
Charybdaspis sp.
Koneprusia sp. H (formae H1 und H2; BASSE in BASSE & MÜLLER, 2004).

3 Paläontologische Beschreibung und Diskussionen

In der Terminologie zur Morphologie des Panzers der Asteropyginae und den verwendeten Abkürzungen folgen wir derzeit gültigen Standards. Mit „Dorn“ meinen wir eine Form, aber nicht notwendigerweise eine Funktion. Die zwei absoluten Altersangaben folgen der Deutschen Stratigrafischen Kommission (2002). Paläogeografische Daten nach LINNEMANN & ROMER (2010), soweit nicht anders angegeben. Daten zu Trilobiten aus dem Devon des rechts- und linksrheinischen Schiefergebirges nach BASSE (1998, 2003). Abgüsse vom neuen Untersuchungsmaterial werden im Senckenberg Forschungsinstitut, Frankfurt am Main (SMF), aufbewahrt. Die Originale aus den Slg. POSCHMANN und STEINMEYER werden in der Landessammlung in Mainz (PWL) hinterlegt.

Ordnung Phacopida SALTER, 1864
Unterordnung Phacopina STRUVE in MOORE, 1959
Überfamilie Dalmanitoidea VOGDES, 1890
Familie Acastidae DELO, 1935
Unterfamilie Asteropyginae DELO, 1935

Gattung *Psychopyge* TERMIER & TERMIER, 1950

Typusart: *Psychopyge elegans* TERMIER & TERMIER, 1950.

Etymologia: Elegans (-antis), lateinisch, elegant, geschmackvoll; adjektivisch. – Holotypus (durch TERMIER & TERMIER, 1950 kraft Monotypie): Sehr beschädigtes Pygidium, leg. ROCH, Verbleib unbekannt (MORZADEC 1988: 156) (Abgüsse: z.B. E-Kql-Di967, Musée national d'Histoire naturelle de Paris; SMF 79403, Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt am Main), TERMIER & TERMIER (1950: Taf. 202 Fig. 21 (Zeichnung) (in der Literatur seit MORZADEC, 1988 wird dagegen in Anlehnung an diesen Autor meistens unzutreffend „Taf. 202 Fig. 2" angegeben); STRUVE in MOORE (1959: Abb. 379.6 = Kopie von TERMIER & TERMIER, 1950); MORZADEC (1988: Taf. 1 Fig. 5 = Abguss Paris); SCHRAUT (2000: Taf. 15 Fig. 2 = Kopie aus MORZADEC, 1988); BASSE (2003: Fig. 234 = Abguss SMF) – Locus typicus: Vielleicht Jbel Issoumour bei Alnif, Maïder, Anti-Atlas, südöstliches Marokko – Stratum typicum: „Calcaires à *Sellanarcestes*", Tazoulaït-Formation(?), spätes Ober-Emsium, spätes Unterdevon. – Paläogeografie: Kontinentalschelf des südlichen Rhei'schen Ozeans am Nordrand von Nordwestgondwana. – Absolutes Alter: zwischen 390 und 395 Ma. – Synonymie: MORZADEC (2001: 75-76), CHATTERTON et al. (2006: 31), dabei bislang unerwähnt: SCHRAUT (2000), BASSE (2003) (s.o.).

Gültigkeit von *Ps. elegans*: Holotypus der Art ist wie bemerkt ein sehr relikthaftes Pygidium von einem nicht genau bekannten Fundpunkt. Es zeigt nur wenige Merkmale, die randlichen Partien gar nicht. Auf dieser Basis wurden Neufunde (MORZADEC 1988: nur Taf. 2 Fig. 6, MORZADEC 2001: Taf. 13 Fig. 2-4, CHATTERTON et al. 2006: Taf. 22 Fig. 5) entsprechend klassifiziert. Sie stimmen zwar in einiger Hinsicht mit dem Holotypus überein, jedoch gibt es auch Unterschiede, wie etwa den filigraner wirkenden Bau seiner Rippen. Außerdem bleibt für den Holotypus die Anzahl der Rhachisringe und der Grad ihrer Bedornung ebenso unbekannt wie der Bauplan des Pleuralfelds zwischen dem rückwärtigsten Rippenast und der Rhachis (segmentiert versus nicht segmentiert) und der Habitus des medianen Randanhangs. Das Problem kann nicht gelöst werden. Damit sollte man *Ps. elegans* auf ihren Typus beschränken und als Nomen dubium werten. Die erwähnten Neufunde kann man als neue Art beschreiben. Da dies nicht Gegenstand unserer Untersuchung ist, werden alle diese späteren Funde, zudem die bei BASSE (2008) abgebildete „*Ps. termierorum*" und ein in unserem Beitrag berücksichtigtes Exemplar (Taf. 2 Fig. 12) zunächst noch zu *Ps. elegans* gestellt. Sie, aber nicht deren Holotypus stellen die Grundlage für die folgenden Vergleiche.

Verfügbare Namen für Taxa der Artgruppe: Marokko: *Psychopyge elegans* TERMIER & TERMIER, 1950, *Ps. praestans* MORZADEC, 2001, *Ps. termierorum* MORZADEC, 2001, *Ps. hammerorum* CHATTERTON et al., 2006; Frankreich: *Comura* (*Comura*) *kervezensis* MORZADEC, 1983; Deutschland (für Details siehe unten bei „Vergleiche"): *Ps. psyche* BASSE, 2003.

Gattungsdiagnose: MORZADEC (1988: 154-155). Die hier als Minimum für die Anzahl der Rhachisringe angegebene Zahl 11 bezieht sich laut Autor auf eine mündliche Aussage von W. HAAS zu einem nie veröffentlichten Fund einer „*Psychopyge* sp.“ aus dem Rheinischen Schiefergebirge. Das ist keine geeignete Basis für eine Diagnose. Daher sollte man dieses Merkmal nicht berücksichtigen. Für veröffentlichtes Material liegt die Untergrenze bei 13-14 deutlich individualisierten Ringen für *Ps. kervezensis*, bei mindestens 15 für typische *Psychopyge*.

(Paläo)Geografische und zeitliche Verbreitung der Gattung (unter Berücksichtigung auch von in Offener Nomenklatur beschriebenen Funden aus Spanien und Deutschland): Nordwestgondwana: Marokko, Algerien; westliches Perigondwana: Iberia (Spanien), Armorika (Frankreich); Ostavalonia (Südlaurussia): Deutschland (Rhenoherzynikum). Ober-Emsium, Unterdevon. Zutreffen der stratigrafischen Einschätzung für Schaumburg I vorausgesetzt, sind die dort vorkommenden *Psychopyge* von den typischen Vertretern der Gattung die geologisch ältesten.

Psychopyge psyche BASSE, 2003
Taf. 1 Fig. 1-2.

cf.	1899	*Cryphaeus* sp. – BURHENNE: 23, Taf. 2 Fig. 3
v	*1997*	*Psychopyge rupbachensis* sp.n. – BASSE: Tab. 1. [Nomen nudum]
v	1998	*Psychopyge* sp.n. R – BASSE: 56, Taf. 15 Fig. 14 (= späterer Holotypus)
v	1998	*Psychopyge rupbachensis* sp.n. – BASSE & MÜLLER: 48 (Tab.), Taf. 3 Fig. 36 (= späterer Holotypus). [Nomen nudum]
v	*2000*	*Psychopyge* n.sp. – BASSE & MÜLLER: Tab. 1
v	*2002*	*Psychopyge* sp.n. – BASSE & HEIDELBERGER: 72
*v e.p.	*2003*	*Psychopyge psyche* sp.n. – BASSE: 84-85, Taf. 14 Fig. 230-231
v	*2004*	*Psychopyge psyche* BASSE, 2003 – BASSE & WEDDIGE: 152
v	*2009*	*Psychopyge psyche* BASSE, 2003 – BASSE: 168, 255

Etymologia: Psyche, Geliebte des Eros in der griechischen Mythologie; unveränderliche Apposition. – Holotypus (durch BASSE 2003): Deformiertes, beschädigtes, etwa 3,4 cm langes (sag.) Pygidium (Steinkern), unnummeriert, erworben durch U. LEMKE (Wetter, Nordrhein-Westfalen) und aufbewahrt in seiner Sammlung (Abguss: SMF 79924). Abbildungen: BASSE (2003: Fig. 230) = unsere Taf. 1 Fig. 1 – Locus typicus: Ursprünglich konnte man als Locus typicus nur die Lahn-Mulde bzw. das Wasenbach-Tal, Bl. Schaumburg, angeben. Die neuen Funde legen es nahe, dass Schaumburg I als Locus typicus zu gelten hat. – Stratum typicum: Rupbach-Schichten, Anteil des Ober-Emsium, spätes Unterdevon. – Paratypus (topo- und stratitypisch): Das bei BASSE (2003: Fig. 231) in Form eines Abgusses abgebildete Pygidium (Slg. LEMKE) = unsere Taf. 1 Fig. 2. – Paläogeografie: Kontinentalschelf des nördlichen Rhei‘schen Ozeans am Südrand von Ostavalonia (Laurussia). – Absolutes geologisches Alter: Zwischen 390 und 395 Ma.

Diagnose (Neufassung; für große Holaspides): *Psychopyge* mit folgenden diagnostisch relevanten Merkmalen: Rhachis mit 15 deutlich getrennten, medianknotentragenden Ringen + 2-3 verschmolzene Ringe ohne Knoten, Ringe lateral kaum erweitert (exs.). 1/2 + 5 Rippen. Pleuralfeld hinter dem rückwärtigsten

deutlichen Rippenvorderast mit 1-2 reliktartigen Rippenästen. Rippenvorderäste 1-4 etwas abaxial ihrer Mitte jeweils mit einem Knoten. Medianer Randanhang sehr kurz.

Diagnosis (updated; for large holaspids): *Psychoypge* with following diagnostically relevant features: Rachis with 15 clearly separated rings bearing a knot mesially, + 2-3 further rings fused to one another and lacking median knots; rings laterally hardly expanded (exs.). 1/2 + 5 ribs. Pleural field behind posteriormost well developed anterior branch of rib with 1-2 relics of ribs. Anterior branches of ribs 1-4 bearing a fine knot slightly abaxially of their centres, respectively. Terminal extension is very short.

Psychopyge psyche BASSE, 2003(?)
Taf. 1 Fig. 3-6, Taf. 2 Fig. 7-11

Material: Fundort und -schicht im Wesentlichen wie für den Holotypus von *Ps. psyche*: fünf deformierte, mehr oder weniger beschädigte Pygidien, aus den Privatsammlungen POSCHMANN, SCHUMACHER und STEINMEYER (Abgüsse: SMF 80726-80727, 88181-88183, Originale: PWL 2011-5316a-b-LS, PWL 2011-5317a-b-LS und PWL 2011-5318-LS).

Morphologie: Pygidium (Abguss des Außenabdrucks = Schale): Außenumriss (bei fortgelassenen Randanhängen) interpoliert merklich hochbogig. Rhachis tentaculitenartig wirkend, sehr schlank, vorn etwas mehr als halb so breit (tr.) wie eine Flanke (ohne Randanhang), nach hinten sich stetig und gleichmäßig verschmälernd, distal nur noch so breit wie der unmittelbar anschließende Komplex aus Pleuralfurche und rückwärtigstem Rippenast; hinterrandlich mit dem Hintersaum absatzlos verschmolzen; ringförmige Gelenkschuppe + 15 unterscheidbare, gestreckte, transversal gestellte Rhachisringe + 2 (3?) unscharfe, miteinander verschmolzene Ringe einschließlich Endstück: Ringe 1 bis 15 (von vorn gezählt) schmal (sag., exs.), ihre medianen ca. 2/4 durch Brücken miteinander verbunden, lateral dagegen frei stehend, leistenartig, distal nicht auffallend erweitert (exs.), ab etwa dem zehnten Ring neigt die Rhachis leicht zur Verschmelzung; Ringe glatt, zentral mit je einem spitzen, etwas nach hinten geneigten Knoten oder kurzem Dorn, der erst bei den letzten zwei Ringen etwas abgeschwächt, ansonsten sehr gleichförmig ist. Pleuralfelder mit sechs Segmenten organisiert zu 1/2 + 5 Rippen, an die sich ein relikthafter Rippenast anschließen kann. Rippen 1-4 gestreckt, median etwa so breit (exs.) wie eine anschließende Pleuralfurche, Rippenäste durch sehr kurze Interpleuralfurchen voneinander getrennt; fünfte Rippe dagegen deutlich breiter, da die Rippenäste durch eine breitere Interpleuralfurche getrennt sind. Rippen wirken leistenartig aufgesetzt, Hinteräste der Rippen 1-4 median nur etwa halb so breit (exs.) wie Vorderäste und sich abaxial nicht verbreiternd, Vorderäste abaxial deutlich an Breite zunehmend, distal fast so breit wie die Randanhänge, in die sie sich fast absatzlos fortsetzen, Hinteräste dagegen nur sehr undeutlich an die Basen der Randanhänge anschließend; Vorderast der fünften Rippe dagegen auffallend schmaler (exs.), distal nicht besonders verbreitert und hier schmaler als die Basis des Randanhangs, rückwärtigster Hinterast vorn querab des achten oder neunten Rhachisrings einsetzend, eine schwache, fast exsagittal gestellte Leiste, den Hintersaum nicht oder nur sehr undeutlich erreichend (bei Steinkernen dagegen deutlicher); gelegentlich ist der weit hinten ansetzende Vorderast einer sechsten Rippe andeutungsweise vorhanden (Taf. 2 Fig. 7). Vorder-

äste der Rippen 1-4 etwas abaxial ihrer Mitte mit Knoten oder kurzem Dorn. Vordere vier Interpleuralfurchen nach etwa halber Länge sich etwas und allmählich, distal abrupt und deutlich erweiternd (exs.); fünfte Interpleuralfurche dagegen über ihre gesamte Ausdehnung etwa so breit wie die Pleuralfurchen. Pleuralfurchen breit und tief, distal durch die abbiegenden Hinteräste etwas verkürzt. Hintersaum etwas konvex. Randanhänge flachgedrückt und größtenteils nicht über ihre gesamte Länge erhalten, gestreckt oder nur wenig gebogen, kräftig: vorderste zwei etwa gleich lang und so lang wie die anschließende Rippe, dritter dagegen deutlich länger, vierter offenbar der längste, der fünfte dagegen deutlich kürzer, medianer Randanhang eine kurze, stachelartige Zuspitzung des hier nach hinten vorgestülpten Hintersaums. Pygidium bis auf die genannten Knoten entweder glatt oder im Bereich der Basen der Randanhänge und näherem Umfeld mit feiner Körnelung, die aus locker gestreuten, spitzen Körnchen besteht (Taf. 1 Fig. 3, Taf. 2 Fig. 8).

Paläobiologie: Erwähnt sei Epizoenbewuchs an zwei der neuen Pygidien (Taf. 1 Fig. 6, Taf. 2 Fig. 10). Damit sind Epizoen erstmals für *Psychopyge* nachgewiesen. Zu diesem Thema ist bisher allgemein sehr wenig veröffentlicht: Für Teile des rechtsrheinischen Schiefergebirges vermittelte BASSE (1998: Tab. 6) erstmals eine Übersicht. Danach treten Epizoen an Asteropyginae nur selten und ausschließlich in pelitischer Lithofazies auf. Untersuchungen an sehr reichhaltigem Material aus der karbonatischen Lithofazies der Eifel (linksrheinisches Schiefergebirge) brachten für Asteropyginae, aber auch für andere Trilobiten keine Nachweise an Epizoen (BASSE 2003). Dies scheint sich für die ähnliche Lithofazies Marokkos zu bestätigen.

Vergleiche: Neu ist die Feststellung, dass innerhalb der Rupbach-Schichten die Morphologie der *Psychopyge* nicht einheitlich ist: Bei *Ps. psyche*(?) treten Formen ohne (Taf. 1 Fig. 5) oder mit (Taf. 1 Fig. 6, Taf. 2 Fig. 7) Körnelung in randlichen Bereichen des Pygidiums auf. Da sie ziemlich fein ist, könnte ihr gelegentliches Fehlen auch auf schieferungsbedingte Überprägung zurückzuführen sein. Das ist in Schiefern nicht selten. Bei anderen dagegen fehlt sie sicher. An den sehr gut erhaltenen Pygidien von *P. praestans* ist Körnelung sehr schwach vorhanden oder sie fehlt (CHATTERTON et al. 2006: Taf. 23 Fig. 5, Taf. 24 Fig. 7). Diese Autoren nehmen dies nicht zum Anlass für eine taxonomische Trennung, was sie allerdings nicht näher begründen. Dementsprechend niedrig bewerten wir diesen Faktor bei unseren *Psychopyge*.

Zum anderen ist der mediane Randanhang entweder sehr kurz bis praktisch nicht entwickelt (unsere Fig. 1-2) oder er ist relativ lang (unsere Fig. 3-6). Die umfangreiche Literatur zu Asteropyginae zeigt, dass bezüglich von Form und Länge des medianen Randanhangs intraspezifisch zumindest bei Holaspides (Adulten) nur geringe Toleranzen zu bestehen scheinen und das Spektrum der *Psychopyge* der Rupbach-Schichten anderswo nicht bekannt ist. Daher werten wir dieses Merkmal zunächst als taxonomisch bedeutsam. Ob es sich aber vielleicht nicht doch nur um eine noch unbekannte Form ontogenetisch bedingter Verschiedenheit handelt oder unterschiedliche Anpassungen an verschiedene ökologische Milieus, kann man nicht sagen. Um diesem Problem Ausdruck zu verleihen, trennen wir unser Material in zwei Gruppen: *Ps. psyche* und *Ps. psyche*(?). Diejenigen Neufunde, bei denen der mediane Randanhang erhaltungsbe-

dingt nicht überliefert ist (unsere Fig. 7-10), werden aus diesem Grund als *Ps. psyche*(?) bezeichnet.

Ps. elegans im oben näher definierten Sinn unterscheidet sich von den *Psychopyge* der Rupbach-Schichten durch die unterscheidbaren 17 Rhachisringe, deren Zentren zumindest bei einigen Tieren relativ lange Dornen tragen, und das Vorhandensein eines kurzen Dorns auch auf dem fünften Rippenvorderast. (Der Habitus der rhachialen Dornen bei *Ps. elegans* kann bisher eigentlich nur bei dem Exemplar bei CHATTERTON et al. (2006: Taf. 22 Fig. 5) beurteilt werden. Denn nur hier wurde eine entsprechend qualitativ hochwertige Präparation durchgeführt.) Bei allen Funden von *Ps. elegans* (fragliche Ausnahme: MORZADEC 1988: Taf. 2 Fig. 6) kann man zudem einen abweichenden Bau des hinteren Pleuralfeldes sehen: Auf den rückwärtigsten Rippenvorderast folgen der zugehörige Rippenhinterast (sehr dicht am Vorderast) und vier bis fünf rudimentär wirkende Rippenäste (unsere Fig. 12). Bei allen *Psychopyge* aus den Rupbach-Schichten dagegen folgt auf den Vorderast (mit deutlichem Abstand) der zugehörige Hinterast sowie ausnahmsweise (unsere Fig. 5) ein relikthafter weiterer Ast, aber nie eine hohe Anzahl an Ästen. *Ps. elegans* hat einen relativ langen medianen Randanhang. Dies erinnert nur an *Ps. psyche*(?), aber nicht an die Typen von *Ps. psyche*.

Damit erscheinen die *Psychopyge* der Rupbach-Schichten in Bezug auf manche „Skulpturelemente“ und den Grad der Segmentierung des Pygidiums wie eine reduzierte *Ps. elegans*. Da es unklar ist, ob es für diese Unterschiede eine phylogenetische Deutung gibt, kann man daraus auf Artebene ziemlich beliebige taxonomische Konsequenzen ziehen. Ob die Abtrennung der Rupbacher Funde tatsächlich sinnvoll ist, wird sich vielleicht erst nach Kenntnis des entsprechenden Cephalothorax zeigen.

Die anderen marokkanischen Taxa *Ps. termierorum*, *Ps. praestans* und *Ps. hammerorum* unterscheiden sich sowohl von *Ps. elegans* als auch von den *Psychopyge* der Rupbach-Schichten durch eine Rhachis mit mehr als 20 Ringen, von denen bei *Ps. praestans* und *Ps. hammerorum* einzelne einen langen Dorn tragen und alle anderen glatt sind. Darüber hinaus fehlt ein gut individualisierter Hinterast der fünften Rippe: Bei *Ps. praestans* scheint er manchmal in Form weniger reihig angeordneter Körnchen manifest zu werden (CHATTERTON et al. 2006: Taf. 23 Fig. 3), bei *Ps. termierorum* kann er schwach angedeutet sein (MORZADEC 1983: Taf. 2 Fig. 2-3). Der mediane Randanhang ist bei *Ps. praestans* und *Ps. hammerorum* kaum mehr als eine schwache Vorstülpung des Hintersaums, dagegen bei *Ps. termierorum* ein langer Dorn. Darin bestehen also einerseits Übereinstimmungen mit den Typen von *Ps. psyche*, andererseits mit *Ps. psyche*(?). Alle Funde marokkanischer Arten sind deutlich kleiner als der Holotypus von *Ps. psyche*.

Zusammengefasst besteht der am einfachsten erkennbare Unterschied zwischen den *Psychopyge* der Rupbach-Schichten und den marokkanischen in der Anzahl an scharf getrennten Rhachisringen.

Die französische *Ps. kervezensis* (MORZADEC 1983: Taf. 27 Fig. 9-10) hat zwar ebenfalls eine vollständig entwickelte fünfte Rippe, unterscheidet sich jedoch ansonsten erheblich (z.B. im quer halbelliptischen Umriss des Pygidiums und in der geringeren Anzahl [13] an voneinander getrennten Rhachisringen, beides vielleicht miteinander korreliert). In die Nähe der französischen Art gehört wohl auch

Ps. sp. aus dem linksrheinischen Gebirge (Basse 2003: Taf. 14 Fig. 233). *Ps*. sp. aus dem Grenzbereich Unter-/Mitteldevon des Ober-Harzes (Basse 2003: Taf. 14 Fig. 232) ist für eine genauere Betrachtung zu schlecht erhalten. Mit ca. 5 cm Pygidiumlänge ist sie mit Abstand der bisher größte Vertreter der Gattung. Weitere *Psychopyge* sind aus Deutschland nicht bekannt. „*Ps*. sp." aus dem „Ober-Emsium des Rheinischen Schiefergebirges" (Morzadec 1988: 155, 159, Zitat einer mündlichen Mitteilung von W. Haas) ist wie erwähnt nie veröffentlicht worden.

Paläobiogeografische Schlussfolgerung: Aus dem zuvor Gesagten und den Chronologien der behandelten Taxa scheint sich zu ergeben, dass die *Psychopyge* mit einer großen Anzahl an Rhachisringen des späten Ober-Emsium Marokkos aus Formen mit niedriger Anzahl abzuleiten sind. Für Marokko (Nordgondwana) sind derartige Formen noch nicht nachgewiesen. Sollte sich daran nichts ändern, wäre der Ursprung für *Psychopyge* zunächst im westlichen Europa (Südlaurussia) zu suchen.

4 Paläo(bio)geografische Untersuchungen an den Rupbach-Trilobiten

4.1 Überblick über die Paläogeografie des Ober-Emsium (Unterdevon) zwischen Gondwana und Südlaurussia

Im Verlauf des älteren Paläozoikums näherte sich der Superkontinent Gondwana allmählich an den Superkontinent Laurussia an. Die Hauptphase der Kollision erfolgte im weiteren Grenzbereich Devon/Karbon etwas südlich des Äquators und führte zur Bildung des Megakontinents Pangäa. Afrika ist der größte Teil von Gondwana. Ihm fast unmittelbar und inselförmig vorgelagert war eine Reihe von Mikroplatten (Terrans), z.B. Teile des heutigen Tschechiens, das Saxothuringikum Deutschlands und Iberia (Iberische Halbinsel). Sie bildeten Perigondwana (= Armorikanisches Terran-Ensemble). Nördlich davon befand sich der Südrand von Laurussia, vertreten durch die angedockte, ursprünglich perigondwanische Mikroplatte Ostavalonia und anderen. Zwischen Gondwana und Laurussia breitete sich der bereits im Ordovizium angelegte Rhei'sche Ozean aus, der sich im Emsium zu schließen beginnt. Diese Konstellation von Gondwana und Laurussia zueinander ist im Kern allgemein als weitestgehend zutreffend anerkannt. Als zu klärende Details bleiben vor allem Fragen zu den detaillierten Chronologien der Abläufe und zum Inhalt dieses „Sandwiches": Vor allem der Abstand zwischen den Plattenrändern, aber auch der Nord- und Südküste des Rhei'schen Ozeans auf den Kontinentalschelfen und damit die Frage nach seiner Größe in diesem Bereich ist ungeklärt. In den letzten Jahren hat man ihn deutlich schrumpfen lassen. In diesem Szenario lebten die oberemsischen *Psychopyge* zum einen auf einer Karbonatplattform im südlichen Rhei'schen Ozean, dabei sicherlich einige Hundert Kilometer nördlich von dessen eigentlicher Südküste, im nordwestlichen Gondwana, also im heutigen Marokko/Algerien. Zum anderen in einem in kleine Becken und Tiefschwellen gegliederten äußeren Schelf, in vielleicht ähnlicher Entfernung zur Nordküste am Südrand von Ostavalonia im heutigen südlichen rechtsrheinischen Schiefergebirge. Kurz, die unterschiedlichen Vorkommen lagen sich praktisch gegenüber, bei allerdings unbekanntem Abstand.

Diese Situation sollte man näher untersuchen, um so vielleicht etwas über ihre Beziehungen untereinander zu erfahren. Später kann man daraus unter Berücksichtigung von anderen Faunen vielleicht den Abstand zwischen den Faunen kalkulieren. Das ist bereits versucht worden, allerdings nur in einer Habilitationsschrift (Universität Frankfurt a.M.), die wir nicht einsehen konnten und auf die wir uns hier demgemäß nicht beziehen.

4.2 Trilobiten und Paläo(bio)geografie

Grundsätzliches: Das Potenzial von Trilobiten für die Ermittlung möglicher paläo(bio)geografischer Beziehungen zwischen Fundpunkten aufgrund der Wechselwirkungen zwischen Faunen erkannte man zwar schon früh im 19. Jh. Aber erst in den letzten Jahren begann man, es mit Hilfe statistischer Methoden weiter zu entwickeln, wie Beispiele für Kambrium und Ordovizium eindrucksvoll demonstrieren (z.B. LIEBERMAN 2003). Die hier angewandte, mit Wahrscheinlichkeitsrechnung operierende Methode funktioniert allerdings nur unter gewissen Voraussetzungen. Im Allgemeinen werden nur simple qualitative und quantitative Vergleiche durchgeführt. Immer macht man sich dabei vor allem die Folgen der planktischen Lebensweise bestimmter Larvalstadien zunutze. Daneben werden sich Verbreitungsgrenzen aber auch durch Abwanderungen infolge ökologischer Änderungen verlagert haben, was allerdings im fossilen Befund technisch kaum zu zeigen ist.

Grundlage für diese Vergleiche sind Taxa der Artgruppe (Arten und Unterarten) und Gattungen. Arten sind prinzipiell besser geeignet, da sie im Allgemeinen weniger weit verbreitet sind als Gattungen und so feiner kennzeichnen können. Dies schränkt aber auch ihre Bedeutung zur Rekonstruktion größerer Zusammenhänge ein. Das Hauptproblem liegt jedoch darin, dass man fossile Arten, vor allem wenn sie sich äußerlich sehr ähneln, objektiv nicht voneinander abgrenzen kann. Fossile Arten sind sogenannte Morphospezies, die man zwangsläufig nur nach äußeren Merkmalen festlegt (typologisches Artkonzept). Wie Ergebnisse der Neontologie zeigen, ist dieses Kriterium aber bestenfalls ein Hilfskriterium, das über die tatsächlichen Gegebenheiten nicht unbedingt viel aussagt, im Fall von sogenannten Zwillingsspezies z.B. überhaupt nichts. Wenn man Arten also nicht sicher fixieren kann, bleibt auch ihre Aussagekraft in Bezug auf paläobiogeografische Beziehungen gering, da ihre genaue Verbreitung nicht sicher festzulegen ist. Das Problem wird besonders deutlich, wenn man neue Arten betrachtet. Sie werden praktisch immer – implizit oder explizit – als endemisch bezeichnet. Dieses Postulat ist aber zuerst Folge einer subjektiven taxonomischen Entscheidung des Bearbeiters. Alternativ kann es sich ja auch um eine ökologisch periphere, dadurch morphologisch individuelle Variante einer bereits bekannten Art handeln. Natürlich kann man auch für Morphospezies Endemismus postulieren. Doch sollte man sich immer über den Widerspruch im Klaren sein, der darin besteht, dass man hier zwei Begriffe kombiniert: einen neontologischen und einen paläontologischen, die eigentlich getrennt bleiben müssen. Hier kann man fragen, ob der Begriff Endemismus in der Paläontologie nicht durch eine an die besonderen Bedingungen der Morphospezies angepasste Terminologie, etwa Palendemismus, ersetzt werden sollte. So wird explizit von den Rahmenbedingungen für Biospezies abgegrenzt, was bisher nur implizit geschieht. Einzel-

ne Morphologien sind also für paläo(bio)geografische Analysen kaum geeignet.

Für Gattungen sieht es dabei so aus, dass ihre Festlegung meistens einfacher ist als bei den Arten. Zwar bestehen hinsichtlich ihres Umfangs manchmal durchaus Kontroversen, sie wirken sich auf die paläo(bio)geografischen Implikationen im Allgemeinen aber nicht sonderlich aus. So ist es völlig unerheblich, ob man z.B. *Psychopyge* als Gattung anerkennen möchte oder nicht. Ausschlaggebend ist allein, dass man sie als Formengruppe identifizieren kann. Gattungen sind oftmals sehr weit geografisch verbreitet, was sich nachteilig auf ihre Aussagekraft bei kleinräumigen Gliederungen auswirkt. Drastisches Beispiel ist die silurodevonische *Scharyia* Přibyl, die praktisch auf der gesamten Nordhalbkugel und in Australien vorkommt.

Die Lösung für diese Probleme bei Arten und Gattungen wird darin liegen, dass man deren Vergesellschaftungen untersucht. Im Devon des ardennorheinischen Teils des Rhenoherzynikum hat es sich gezeigt, dass die Hauptentwicklung der Trilobitenfaunen in der Zeit am besten durch die Änderungen von Vergesellschaftungen von Gattungen beschrieben werden kann. Jede dieser Vergesellschaftungen kann sich lateral über Faziesgrenzen, die ein gewisses Maß nicht überschreiten, hinwegsetzen, wobei sie sich mehr oder weniger auflöst. Damit deutet sich auf dieser Basis ein brauchbares Potenzial für die Ermittlung paläo(bio)geografischer Beziehungen an. Vor einer praktischen Anwendung bedarf es allerdings noch einiger Untersuchungen, so etwa zu Definitionen der zulässigen „Wertebereiche“ für die einzelnen Spektren und zu limitierenden Faktoren bei ihrer Ausbreitung. Ganz allgemein gibt es dazu für die Faunen des Devon noch keine illuminierenden Arbeiten. Daher sind die nachfolgenden Ausführungen zu den Rupbach-Trilobiten als Einstieg in diese Thematik gedacht, wobei sie vor allem den Aspekt der möglichen Verbreitungsgrenzen von Vergesellschaftungen behandeln.

Potenzial von Schaumburg I: Unter diesen Voraussetzungen kann man für die Trilobiten von Schaumburg I folgende Betrachtungen anstellen: Von den untersuchten mindestens 15 Taxa der Artgruppe sind vier nur in den Rupbach-Schichten nachgewiesen, also palendemisch, eine [*D. holzapfeli* (Novák)] scheint geografisch weit verbreitet (Marokko, Spanien, Deutschland; wobei die Taxonomien für Spanien und Marokko unsicher sind), der Rest ist in Offener Nomenklatur beschrieben. Damit liefern die Elemente der Artgruppe keine eindeutigen Hinweise auf kleinräumige paläo(bio)geografische Beziehungen.

Ähnliche Arten in einer vergleichbaren Vergesellschaftung und aus einem nahen Zeitfenster sind zunächst nur aus der Timrhanrhart-Formation (Maïder, Südostmarokko) bekannt (Chatterton et al. 2006). Im Unterschied zu den Rupbach-Schichten (hier und nachfolgend: von Schaumburg I) ist in der Timrhanrhart-Formation die Anzahl der Taxa der Artgruppe etwa doppelt so hoch. Darunter sind vier Arten, die man subjektiv auch als Subspezies von Taxa der Rupbach-Schichten auffassen könnte. Dieser Wert ist vorläufig, da sich für die *Psychopyge* dieser Eindruck bei Kenntnis ihres gesamten Panzers ändern könnte und die in Offener Nomenklatur behandelten Arten der Rupbach-Schichten nicht berücksichtigt werden können. Damit besteht eine knapp 10 %ige Übereinstimmung zwischen den verglichenen Vorkommen.

Von den 15 Gattungen der Rupbach-Schichten treten neun auch in der Timrhanrhart-Formation auf. Die sechs verbleibenden kommen anderswo in Marokko vor. Die Formation führt zudem (unter Berücksichtigung aktuellster Ergebnisse zur Systematik der Phacopinae) neun weitere Gattungen, darunter fünf Asteropyginae und ein Vertreter der Homalonotinae CHAPMAN. Sechs dieser neun kennt man nur aus Nordwestafrika. Auf Basis der Gattungen besteht demnach eine etwa 25 %ige Übereinstimmung zwischen den verglichenen Gebieten.

Um die Bedeutung dieser Zahlen einordnen zu können, muss man Vergleichswerte ermitteln. Dazu bietet sich bisher nur die Situation im späten Ober-Emsium des östlichen Sauerlandes (rechtsrheinisches Schiefergebirge) an. Basis sind Daten bei BASSE (1998: 135, Tab. 5.3; dazu sei ergänzt, dass alle Formationen unter dem Header „Eifelium" auf dieser Seite in das Ober-Emsium gehören, Ausnahmen: „Bl. Niederfeld-S", „Bl. Girkhausen", „Meggen" und „Schmallenberg-Fm./Zone II, Bl. Schmallenberg".) In Bezug auf die Taxa der Artgruppe in Relation zu denen der Rupbach-Schichten ist die Situation für das östliche Sauerland zwangsläufig genauso problematisch wie für Marokko. Sie braucht also nicht näher diskutiert zu werden. Von den 15 Gattungen der Rupbach-Schichten kommen acht auch im östlichen Sauerland vor. Dies entspricht einer etwa 25 %igen Übereinstimmung bezogen auf alle Vorkommen. Für ein einzelnes dagegen beträgt bei weiter Auslegung der Taxonomie der höchste Wert ca. 17 %. Von den verbleibenden sieben Gattungen treten einige im frühen Eifelium des östlichen Sauerlandes auf und nur zwei kennt man von hier überhaupt nicht.

Von Interesse ist sicherlich auch noch die Qualität einzelner Unterschiede. In der Timrhanrhart-Formation sind die Phacopida mit etwa doppelt so vielen Gattungen vertreten wie in den Rupbach-Schichten, darunter fünf der Asteropyginae. Deren hoher Anteil an der Fauna, etwa 25 %, macht einen wesentlichen Unterschied gegenüber der Rupbach-Fauna aus, welche dabei nur 13 % erreicht. Auch im östlichen Sauerland sind die Asteropyginae Hauptbestandteil der meisten Faunen, an denen sie zu 22-25 % (für Faunen ab acht nachgewiesenen Gattungen) beteiligt sein können. Von den zwei Gattungen der Asteropyginae der Rupbach-Schichten kommt im östlichen Sauerland keine, in Marokko nur eine vor.

Vergleicht man nun aufgrund dieser Informationen Timrhanrhart und das östliche Sauerland miteinander, kommt man hinsichtlich ihrer möglichen Beziehungen zu den Rupbach-Schichten zu keinem eindeutigen Ergebnis. Das hat vor allem folgende Gründe: Zum einen ist es unbekannt, ob eine 25 %ige Übereinstimmung bei den Gattungen schon als Hinweis für eine bestehende Verschränkung gewertet werden kann. Hier greift das oben angesprochene Problem des noch festzulegenden Wertebereichs. Setzt man Verschränkungen einmal als gegeben voraus, bleibt es zum anderen unbekannt, wie man die vorliegenden Übereinstimmungen und Differenzen zu bewerten hat. Kann man etwa den zahlenmäßig geringfügigen Vorsprung, den Timrhanrhart bei den gemeinsamen Gattungen mit der Rupbach-Fauna gegenüber dem östlichen Sauerland hat, bezüglich möglicher Wechselbeziehungen bereits in dem einen oder anderen Sinne interpretieren? Und welche Bedeutung kommt qualitativen Faktoren zu? Einen hohen Anteil an Asteropyginae an der Trilobitenfauna darf man sicherlich nicht überbewerten, da er im Emsium charakteristisch für Nord- und Teile von Perigondwana (Iberia, Avalonia/Südlaurussia, Türkei) ist. Ist das Fehlen palendemischer Gattungen Marokkos

im Rheinischen Schiefergebirge schon ein Hinweis auf fehlende Wechselwirkungen oder vielleicht doch nur Ausdruck fazieller Unterschiede? Und schließlich ändern sich die Einschätzungen, wenn man die berücksichtigten Parameter nur geringfügig ändert. Betrachtet man zum Beispiel den gesamten oberemsischen Anteil der Rupbach-Schichten, verkleinert sich hinsichtlich der Asteropyginae der Abstand zu den verglichenen Gebieten, indem zwei weitere Gattungen hinzukommen. Und erweitert man das marokkanische Spektrum an Fundpunkten nur ein wenig, treten fast alle Gattungen der Rupbach-Schichten auch dort auf.

Dies zeigt, dass Überlegungen zu Wechselbeziehungen zwischen Faunen und damit zu paläo(bio)geografischen Erwägungen auf dieser Basis noch nicht sinnvoll geführt werden können. Hauptproblem ist sicherlich die Betrachtung einzelner Vorkommen, die ja nur Ausschnitte aus einem breiten Spektrum ökologisch gesteuerter Vergesellschaftungen während einer Phase der Existenz bestimmter Gruppen von Gattungen darstellen. Es geht also darum, den Faktor Ökologie weitestgehend zu eliminieren. Dies lässt sich nur dadurch erreichen, indem man die Fossilführung eines zu untersuchenden Bereichs so vollständig wie möglich ermittelt, und zwar horizontal wie vertikal, also auch über Faziesgrenzen hinweg. Für die Rupbach-Schichten sieht es dazu so aus, dass man vertikal eigentlich nur drei Phasen genauer kennt: das späte Ober-Emsium sowie frühestes und frühes Eifelium, und zwar jeweils nur von einzelnen Fundpunkten (BASSE 2006: 48-49). Für die zwei jüngeren dieser Phasen ist bezüglich ihrer möglichen Beziehungen zu Marokko und dem östlichen Sauerland die Situation prinzipiell vergleichbar mit Schaumburg I. Das erhöht zwar gegenüber der allein auf der Analyse von Schaumburg I beruhenden Aussage die Wahrscheinlichkeit von Wechselbeziehungen zwischen Faunen der Rupbach-Schichten und Marokko und/oder dem östlichen Sauerland. Aber es ließe immer noch keine Entscheidung darüber zu, zu welcher dieser beiden Gebiete die engeren Beziehungen bestehen. Horizontal dagegen gibt es derzeit keine Möglichkeit zu weiter gehenden Untersuchungen.

Fazit: Die Trilobitenfauna der Rupbach-Schichten von Schaumburg I kann aufgrund mangelnder Informationen paläo(bio)geografisch nicht ausgewertet werden. Zwar sind Ähnlichkeiten sowohl mit Faunen Marokkos als auch des östlichen Sauerlandes erkennen. Aber jegliche Schlussfolgerung daraus hätte zum gegenwärtigen Zeitpunkt sehr spekulativen Charakter.

5 Danksagung

Wir bedanken uns sehr herzlich bei Markus POSCHMANN (Waldesch), Karin & Hans SCHUMACHER (Muscheid), Dr. Reinhard STEINMEYER (Koblenz) und cand. biol. Mlle Valérie DUPONT (Paris, Frankreich) für das Ausleihen bzw. Überlassen von Untersuchungsmaterial.

6 Literaturverzeichnis

BASSE, M. (1997): Trilobiten aus mittlerem Devon des Rhenohercynikums: II. Proetida (2), Ptychopariida, Phacopida (1). – Palaeontographica, Abt. A, **246**(3-6): 53-142; Stuttgart.

BASSE, M. (1998): Trilobiten aus mittlerem Devon des Rhenohercynikums: III. Proetida (3), Phacopida (2), Lichida (Lichoidea, Odontopleuroidea) und ergänzende Daten. – Palaeontographica, Abt. A, **249**(1-6): 1-162; Stuttgart.

BASSE, M. (2003): Eifel-Trilobiten 2. Phacopida 1: Cheiruriden, Acasten, Asteropygen. – 200 S.; Korb (Goldschneck-Verlag). – (Unveränderter Nachdruck: 2004, Edition Goldschneck, Wiebelsheim.)

BASSE, M. (2008): Anatomie des Trilobiten *Psychopyge* aus dem Unterdevon Marokkos. – Natur und Museum, **138**(1/2): 14-19; Frankfurt a.M.

BASSE, M. (2009): Catalogus typorum trilobitorum Germaniae: I. Trilobites Cambrici, Ordovicici et Silurici – saxa erratica inclusa. II. Trilobites Devonici et Infracarbonici. – In: Fossilium Catalogus I: Animalia, **2009**(147). – 380 S.; Leiden (Backhuys) und Weikersheim (Margraf Publishers).

BASSE, M. & HEIDELBERGER, D. (2002): Devonische Gastropoda und Trilobita aus der Lahn-Mulde (Rheinisches Schiefergebirge). – Jb. nass. Ver. Naturkde., **123**: 67-103; Wiesbaden.

BASSE, M. & MÜLLER, P. (1998): Devon-Trilobiten aus dem Lahn-Dill-Gebiet. – Fossilien, **1998**(1): 43-49; Korb (Goldschneck-Verlag).

BASSE, M. & MÜLLER, P. (2000): Trilobiten aus dem mittlerem Devon des Rhenohercynikums: IV. *Illaenula struvei* n.sp. aus Wissenbach-Schiefern der Dill-Mulde. – Senckenbergiana lethaea, **79**(2): 441-457; Frankfurt a.M.

BASSE, M. & WEDDIGE, K. (2004): Typen-Katalog der Trilobiten-Sammlung des Naturmuseums und Forschungsinstituts Senckenberg. – Senckenbergiana lethaea, **84**(1/2): 141-172; Frankfurt a.M.

BURHENNE, H. (1899): Beitrag zur Kenntnis der Fauna der Tentaculitenschiefer im Lahngebiet mit besonderer Berücksichtigung der Schiefer von Leun unweit Braunfels. – Abhandlungen der Königlich Preussischen geologischen Landesanstalt, Neue Folge, **29**: 56 S.; Berlin.

CHATTERTON, B., FORTEY, R., BRETT, K., GIBB, S. & MCKELLAR, R. (2006): Trilobites from the upper Lower to Middle Devonian Timrhanrhart Formation, Jbel Gara el Zguilma, southern Morocco. – Palaeontographica Canadiana, **25**: 177 S.; Calgary.

Deutsche Stratigrafische Kommission (Hrsg.) (2002): Stratigrafische Tabelle von Deutschland 2002.

LIEBERMANN, B.S. (2003): Biogeography of the Trilobita during the Cambrian radiation: deducing geological processes from trilobite evolution. – In: LANE, P.D., SIVETER, D.J. & FORTEY, R.A. (Eds.): Trilobites and their relatives. Contributions from the Third International Conference, Oxford 2001. – Special Papers in Palaeontology, **70**: 59-72; London (The Palaeontological Association).

LINNEMANN, U. & ROMER, R.L. (Eds.) (2010): Pre-Mesozoic Geology of Saxo-Thuringia. From the Cadomian Active Margin to the Variscan Orogen (with contributions of 35 authors). – XII + 488 S.; Stuttgart (Schweizerbart).

MAURER, F. (1876): Paläontologische Studien im Gebiet des rheinischen Devon. 3. Die Thonschiefer des Ruppbachthales bei Diez. – Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Palaeontologie, **1876**: 808-848; Stuttgart.

MORZADEC, P. (1983): Trilobites du Dévonien (Emsien–Famennien) de la rade de Brest (Massif Armoricain). – Palaeontographica Abt. A, **181**(4-6): 103-184; Stuttgart.

MORZADEC, P. (1988): Le genre *Psychopyge* (Trilobita) dans le Dévonien inferieur du Nord de l'Afrique et l'Ouest de l'Europe. – Palaeontographica, Abt. A, **200**(4-6): 153-161; Stuttgart.

MORZADEC, P. (1997): Les trilobites Asteropyginae du Dévonien de l'Ougarta (Algérie). – Palaeontographica, Abt. A, **244**(4-6): 143-158; Stuttgart.

MORZADEC, P. (2001): Les trilobites Asteropyginae du Dévonien de l'Anti-Atlas (Maroc). – Palaeontographica, Abt. A, **262**(1-3): 53-85; Stuttgart.

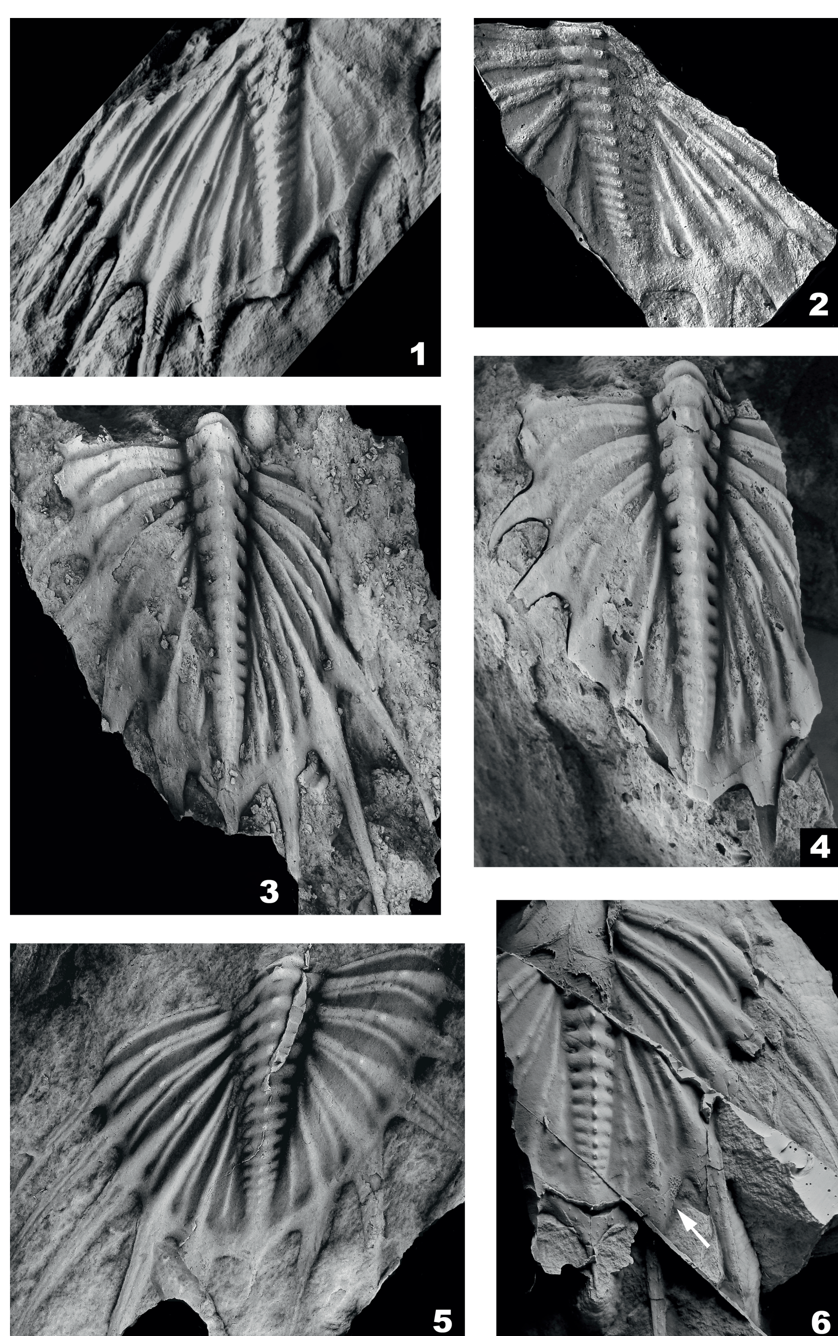
NOVÁK, O. (1890): Vergleichende Studien an einigen Trilobiten aus dem Hercyn von Bicken, Wildungen, Greifenstein und Böhmen. – Palaeontologische Abhandlungen, Neue Folge, **1**(3): 46 S.; Jena.

SCHRAUT, G. (2000): Trilobiten aus dem Unter-Devon des südöstlichen Anti-Atlas, Süd-Marokko. – Senckenbergiana lethaea, **79**(2): 361-433; Frankfurt a.M.

STRUVE, W. (1959): Asteropyginae. – In: MOORE, R.C. (Ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology: Arthropoda 1 (Trilobitomorpha). – 477-483; Lawrence/Kansas (The University of Kansas Press, The Geological Society of America).

TERMIER, G. & TERMIER, H. (1950): Paléontologie Marocaine II. Invertébrés de l'Ère Primaire. Fasc. IV.: Annélides, Arthropodes, Échinodermes, Conularides et Graptolithes. – Notes et Mémoires (Notes du Service géologique), **79**: 277 S.; Paris (Herman & Cie.).

Tafel / Plate 1



Legende Tafel 1

Fig. 1-6: Rupbach-Schichten, Ober-Emsium, Schaumburg I, Lahn-Mulde, Rhenoherzynikum: Mehr oder weniger deformierte, teilweise unnummerierte Pygidien. Abgüsse sind vom Abdruck der Außenschale.

Fig. 1-2: *Psychoypge psyche* BASSE, 2003.

Fig. 1: Holotypus, Steinkern, Slg. LEMKE, x 1,1.
Fig. 2: Paratypus, Abguss SMF 79401, Original: Slg. LEMKE, x 1,4.

Fig. 3-6: *Psychoypge psyche* BASSE, 2003(?).

Fig. 3: Slg. SCHUHMACHER, Abguss SMF 80726, Körnelung entwickelt, x 1,1 (vgl. Taf. 2 Fig. 7).
Fig. 4: Dasselbe Exemplar, Steinkern, x 1,3.
Fig. 5: Slg. STEINMEYER, Abguss SMF 88181 vom Abdruck PWL 2011-5317-LS, x 1,5.
Fig. 6: Körnelung und Epizoen (Pfeil) bei einem anderen Exemplar, Slg. POSCHMANN 1062-D, Abguss SMF 88183 vom Abdruck PWL 2011-5318-LS, x 1,1.

Legend Plate 1

Figs 1-6: Rupbach Beds, Upper Emsian, Schaumburg I, Lahn Syncline, Rhenohercynian Zone: More or less deformed and originally chiefly unnumbered pygidia. Casts are taken from external moulds.

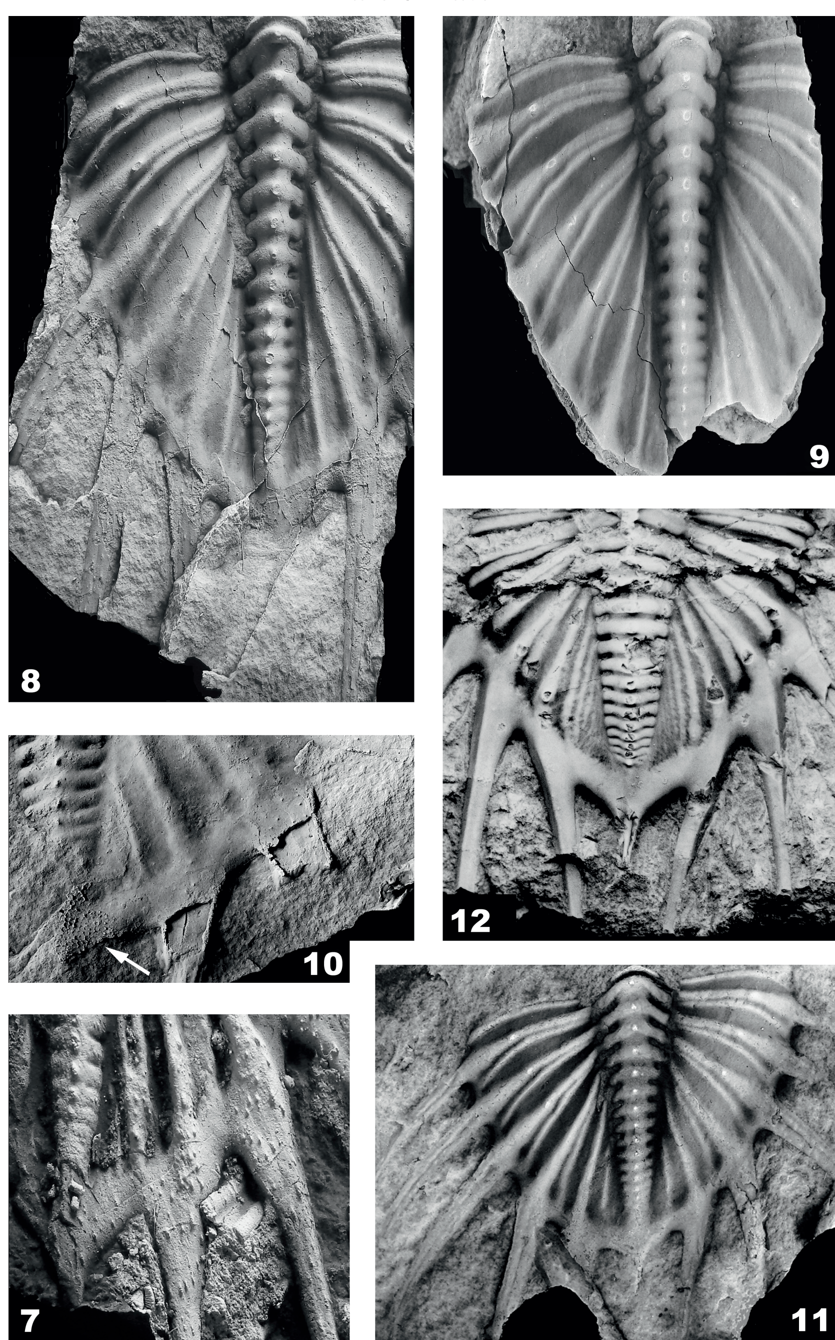
Fig. 1-2: *Psychoypge psyche* BASSE, 2003.

Fig. 1: Holotype, internal mould, coll. LEMKE, x 1,1.
Fig. 2: Cast SMF 79401 of paratype, x 1,4.

Fig. 3-6: *Psychoypge psyche* BASSE, 2003(?).

Fig. 3: Coll. SCHUHMACHER, cast SMF 80726, external mould, carapace showing weak granulation, x 1,1 (cf. pl. 2 fig. 7).
Fig. 4: The same, internal mould, x 1,3.
Fig. 5: Coll. STEINMEYER, cast SMF 88181 of external mould PWL 2011-5317-LS, x 1,5.
Fig. 6: Specimen showing weak and scattered granulation and set of epizoans (arrow), coll. POSCHMANN 1062-D, cast SMF 88183 of external mould PWL 2011-5318-LS, x 1,1.

Tafel / Plate 2



Legende Tafel 2

Fig. 7-11: *Psychoypge psyche* BASSE, 2003(?), Erläuterungen wie für Fig. 1-6.

Fig. 7: Detail aus einem gekörnelten Exemplar, Slg. SCHUHMACHER, Abguss SMF 80726, x 2,3 (vgl. Taf. 1 Fig. 3).
Fig. 8: Slg. STEINMEYER, Abguss SMF 80727 vom Abdruck PWL 2011-5316a-LS, x 1,5.
Fig. 9: Dasselbe Exemplar, Steinkern PWL 2011-5316b-LS, x 1,5.
Fig. 10: Exemplar mit Epizoen (Pfeil), Slg. SCHUMACHER, Abguss SMF 88182, x 1,3.
Fig. 11: Teilweise wiederhergestelltes Pygidium, digitales Fake von Taf. 1 Fig. 5.

Fig. 12: *Psychoypge elegans* TERMIER & TERMIER, 1950(?), dunkelgrauer Kalk, wahrscheinlich Ober-Emsium, Unterdevon, Maïder, Südostmarokko: Beschädigtes Pygidium, unnummeriert, Slg. DUPONT, x 1,6. Beachte die vollständige, schwache Segmentierung der Pleuralfelder unmittelbar links und rechts der rückwärtigsten 9 Rhachisringe.

Legend Plate 2

Figs 7-11: *Psychoypge psyche* BASSE, 2003(?), explanations as for figs 1-6.

Fig. 7: Specimen showing weak granulation, coll. SCHUMACHER, cast SMF 80726, x 2,3 (cf. pl. 1 fig. 3).
Fig. 8: Coll. STEINMEYER, cast SMF 80727 of external mould PWL 2011-5316a-LS, x 1,5.
Fig. 9: The same specimen, internal mould PWL 2011-5316b-LS, x 1,5.
Fig. 10: Specimen bearing epizoans (arrow), coll. SCHUMACHER, cast SMF 88182, x 1,3.
Fig. 11: Partly restorated cast of pygidium, digitally faked version of pl.1 fig. 5.

Fig. 12: *Psychoypge elegans* TERMIER & TERMIER, 1950(?), dark grey limestone, likely Upper Emsian, Lower Devonian, Maïder, south eastern Morocco: Damaged pygidium, unnumbered, coll. DUPONT, x 1,6. Note weak but thorough segmentation of pleural fields abaxially of posteriormost 9 rachial rings.

Martin Basse
Maiwegstr. 17
44892 Bochum
E-Mail: Mbasse@senckenberg.de

Peter Müller
Waldstr. 8
56459 Langenhahn
E-Mail: Mueller-lgh@t-online.de

Manuskripteingang: 2. August 2011